ARTICULATA 2008 23 (2): 57–68 **BIOLOGIE**

Morphologie und Histologie des Reproduktionstraktes bei Männchen der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* Walker 1869

Robert Sturm

Abstract

This study describes the morphology and histology of the male reproductive system in the black field cricket *Teleogryllus commodus*. Concerning its general organization the male reproductive tract consists of the testes in the 3rd/4th abdominal segment, the sperm-transferring ducts, the accessory glands in the 8th/9th abdominal segment and the phallus and aedeagus being commonly confined to the 10th abdominal segment. The piriform testis reaching a diameter of several mm contains numerous sperm tubules releasing mature spermatozoa via the vasa efferentia into the vas deferens. The accessory glands contain hyaline and opaque tubules that produce the various building substances for the spermatophore. The phallus is composed of the ventral flaps serving for the completion and final differentiation of the spermatophore and the dorsal pouch, within which the attachment plate as well as the tube of the spermatophore are produced. Caudal to the dorsal pouch follows the epiphallus or aedeagus with its hook-shaped extension for the fixation of the male genitals in the female abdomen during copulation.

Zusammenfassung

In der hier präsentierten Studie erfolgt eine detaillierte Beschreibung der Morphologie und Histologie des Reproduktionssystems in Männchen der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus*. Hinsichtlich der allgemeinen Organisation lässt sich der männliche Reproduktionstrakt in die Hoden (3./4. Abdominalsegment), die Geschlechtswege und akzessorischen Drüsen (8./9. Abdominalsegment) sowie den Phallus beziehungsweise Aedeagus (10. Hinterleibssegment) untergliedern. Der piriforme (birnenförmige) Hoden erreicht einen Durchmesser von einigen mm und enthält zahllose Follikel, von welchen die reifen Spermatozoen über die Vasa efferentia an den Vas deferens entlassen werden. Die akzessorischen Drüsen setzen sich aus mukösen und seromukösen Abschnitten zusammen, die für die Herstellung der Bausubstanzen der Spermatophore verantwortlich zeichnen. Der Phallus besteht aus den Ventrallappen, welche zur Fertigstellung und endgültigen Ausdifferenzierung der Spermatophore dienen, und dem Dorsalsack, innerhalb welchem die Produktion der Ankerplatte und des Schlauches der Spermatophore erfolgt. Kaudal zum Dorsalsack folgt der Epiphallus oder Aedeagus mit seinem hakenförmigen Fortsatz zur Fixierung des männlichen Geschlechtsorganes im weiblichen Abdomen während der Kopulation.

Einleitung

Das männliche Reproduktionssystem der Insekten setzt sich typischerweise aus den paarigen Hoden (Testes), den aus Ductus ejaculatorius und Vasa deferentia bestehenden Geschlechtswegen sowie den für die Übertragung der Spermatozoen an das Weibchen erforderlichen Strukturen zusammen. In den meisten Insektenordnungen, vor allem jedoch bei den Kerbtieren, bei denen der Keimzellentransfer mittels Spermatophore erfolgt, treten zu diesem System noch die so genannten Anhangs- oder akzessorischen Drüsen, deren Sekrete in die Geschlechtswege abgeführt werden, hinzu (SNODGRASS 1937, CHAPMAN 1998). Hinsichtlich ihrer Differenzierung aus den Keimblättern können die Hoden, Samenleiter und akzessorischen Drüsen überwiegend dem Mesoderm zugeordnet werden (Mesadenien), wohingegen sich der Ductus ejaculatorius praktisch zur Gänze vom Ektoderm herleitet (Ektadenien; WEBER & WEIDNER 1974, KAULENAS 1992).

Innerhalb der Insektenordnung der Orthoptera sind im männlichen Reproduktionstrakt alle aufgezählten Organe anzutreffen, wobei den akzessorischen Drüsen und Strukturen des Spermatophorentransfers ob ihrer Größe und morphologischen Komplexität eine besondere Bedeutung zuteil wird (SNODGRASS 1937). Wissenschaftliche Studien zum Fortpflanzungssystem der Orthoptera sind vor allem bis zur Mitte des vorigen Jahrhunderts in großer Zahl durchgeführt worden; am Beispiel der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria*, der nordamerikanischen Steppengrille *Gryllus assimilis* oder des Heimchens *Acheta domesticus* etwa wurden nicht nur die Anatomie der männlichen Fortpflanzungsorgane im Detail dargestellt, sondern auch entsprechende Aufmerksamkeit auf den Bau und die Bildung der Spermatophore, eines vollständig azellulären Gebildes, gerichtet (z.B. REGEN 1923, SPANN 1934, KHALIFA 1949, UVAROV 1966, WIGGLESWORTH 1972). In den vergangenen Jahrzehnten ist das wissenschaftliche Interesse an der Reproduktionsanatomie von Geradflüglern trotz zahlreicher noch ungeklärter Fragen sukzessive zurückgegangen und tiergeographischen beziehungsweise ökophysiologischen Studien gewichen (z.B. STURM 1999).

Im Falle der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus*, die aufgrund ihrer einfachen Zucht und Haltung weltweit als Modellorganismus dient (STURM 1999), sind bislang hauptsächlich Studien zur Reproduktionsbiologie des Weibchens publiziert worden (z.B. POHLHAMMER 1978, SUGAWARA 1993, STURM & POHLHAMMER 2000, STURM 2002). Vergleichbare Veröffentlichungen für das Männchen fehlen weitgehend. Im vorliegenden Beitrag soll diesem Defizit entgegen gewirkt und ein detaillierter morphologischer und histologischer Einblick in das männliche Fortpflanzungssystem gegeben werden. Im Mittelpunkt steht dabei die Beschreibung einzelner, an der Reproduktion beteiligter Strukturen, ohne jedoch näher auf deren genaue Funktion einzugehen.

Material und Methoden

Zucht und Haltung der Grillen

Die für die Studie erforderlichen Tiere stammen aus der Zucht des ehemaligen Instituts für Zoologie der Universität Salzburg. Die Haltung der Grillen erfolgte in speziellen Klimakammern unter Einstellung folgender Standardumweltbedingungen (STURM & POHLHAMMER 2000): Konstanttemperatur von 25 °C, Photoperiode von 12 h und relative Luftfeuchtigkeit von 60%. Die einzelnen Larvalstadien von *Teleogryllus* wurden in mit Torflage befüllten und verschiedenen Unterschlupfmöglichkeiten (z.B. Eikartons) versehenen Plastikboxen (L × B × H: 50 × 30 × 20 cm) untergebracht und mit frischem Salat, Standardfutter für Labortiere (Altromin 1222) und Wasser ernährt. Unmittelbar nach ihrer Adulthäutung wurden die Tiere nach Geschlecht getrennt in Glasgefäße (Volumen: 5 l) übertragen, welche als Unterschlupf dienende Papierknäuel sowie Futter enthielten.

Präparation der Tiere für die mikroskopischen Untersuchungen

Für die Untersuchung unter dem Auflichtmikroskop wurden ausgewählte, geschlechtsreife Männchen der australischen Feldgrille im CO_2-Strom narkotisiert, dekapitiert und die thorakalen und abdominalen Abschnitte der Insektenkörper für drei bis fünf Tage in 70%-igem Ethanol fixiert. Die durch die lange Fixierung hervorgerufene Stabilisierung der intraabdominalen Gewebsstrukturen ermöglichte einen problemlosen Medianschnitt durch den Hinterleib mit Hilfe einer Rasierklinge. Die aus dieser Präparation resultierenden Schnitthälften wurden unter dem Mikroskop im Detail dokumentiert.

Für die Herstellung histologischer Schnitte des männlichen Abdomens wurden wiederum wenige vorselektierte Tiere (hohe Vitalität) mittels CO_2 betäubt und anschließend dekapitiert. Im folgenden Schritt wurden die Untersuchungsobjekte in einer aufsteigenden Alkoholreihe (70% bis 100% Ethanol) sukzessive entwässert und daraufhin in einer Bouin-Lösung (2%) fixiert. Zur Herstellung längsorientierter Schnitte durch den Grillenhinterleib erfolgte dessen Einbettung in einer speziellen Epixidharzmischung mit erhöhtem Härtegrad zur besseren Schnittdarstellung von kutikulären Strukturen. Die erzeugten Schnitte wurden auf Glasobjektträgern mit einer Fläche von 76 × 26 mm aufgebracht und durch ein entsprechendes Lösungsmittel von dem bei der Mikroskopie störend wirkenden Einbettungsmedium befreit. Für die Färbung der Gewebeschnitte kamen je nach Fragestellung und Darstellung einzelner Gewebekomponenten zwei verschiedene Prozeduren (Goldner, Azan; ADAM & CZIHAK 1964) zur Durchführung. Abschließend wurden die Schnitte mit Canada-Balsam (Lichtbrechung n = 1,56) und einem Deckglas versehen.

Ergebnisse

Organisation des männlichen Reproduktionstraktes

Wie sich an den abdominalen Medianschnitten sehr gut erkennen lässt (Abb. 1), besitzt das männliche Reproduktionssystem von *Teleogryllus commodus* eine beträchtliche Ausdehnung, welche sich auf etwa 40% des gesamten Hinterleibsvolumens bemisst. Die für die Fortpflanzung maßgeblichen Strukturen befinden sich mit Ausnahme der Hoden und des proximalen Abschnittes der Vasa deferentia (vordere Abdominalsegmente oberhalb des Verdauungstraktes) in der kaudalen Hinterleibshälfte. Der Hoden hat eine piriforme (birnenförmige) Gestalt und einen Durchmesser von ca. 2,5 bis 3 mm (Abb. 1). Die für die Spermatophorenbildung mitverantwortlichen akzessorischen Drüsen liegen im 7. bis 9. Hinterleibssegment und zeichnen sich im fixierten Zustand durch ihre kompakte Form und ihre Gliederung in hyaline und opake Bezirke aus. Die Anhangsdrüsen erstrecken sich nahezu über die gesamte Höhe des Abdomens (ca. 5 mm, Abb. 2a-c). Kaudal schließen mit der "Gussform" für die Ampulla der Spermatophore, den entsprechenden Formen für Spermatophorenschlauch und -ankerplatte sowie den einzelnen Bestandteilen des Phallus weitere für die Reproduktion essentielle Strukturen an die Drüsen an (Abb. 2d, e). Die für die Spermatophorenübertragung zuständigen Organe konzentrieren sich dabei im Wesentlichen auf das 9. abdominale Segment. Im ventralen Bereich dieses Hinterleibsabschnittes befindet sich die Genitalkammer, in welcher die in den Lateralflügeln des Phallus eingeschlossene Spermatophore ihre Fertigstellung erfährt und bis zu ihrer Übertragung an das Weibchen zwischengelagert wird (Abb. 2a, d).

Spermatozoen- und Spermatophoren-produzierende Strukturen

Der Hoden von *Teleogryllus commodus* setzt sich aus zahllosen länglichen Hodenfollikeln zusammen, wobei die Gewebestrukturen von einer 10 bis 20 µm dicken Peritonealhülle umhüllt werden und die Zwischenräume von lockerem Bindegewebe und Tracheolen erfüllt sind (Abb. 4d). Je nach Schnittlage lassen sich in den Follikeln einzelne Stadien der Spermatogenese von den Urspermatogonien, Spermatogonien, Spermatozyten und Spermatiden bis hin zu den reifen Spermatozoen beziehungsweise Spermien feststellen. Die ausdifferenzierten Keimzellen verfügen über eine bis zu 200 µm lange Zuggeißel (Abb. 4e, f) und werden über die Vasa efferentia in den Samenleiter abgeführt. Die in einem einzelnen Hodenfollikel erzeugte Anzahl an Spermatozoen entspricht der Keimzellfüllung einer Spermatophore. Zählungen an elektronenmikroskopischen Schnittbildern solcher Transportbehältnisse ergaben, dass typische Füllungen mehrere zehntausend Zellen umfassen können (STURM 2003).

Die akzessorischen Drüsen sind ein aus zahlreichen Tubuli bestehendes System (Abb. 1c, 3). Die Röhren besitzen einen Durchmesser von 0,05 bis maximal 0,2 mm und sind hinsichtlich ihres Durchmessers sehr unterschiedlich; neben großlumigen mukösen beziehungsweise mukoserösen Einheiten treten kleinlumige, vornehmlich seröses Sekret ausschüttende Drüsenabschnitte auf (Abb. 3b, c). Die für die Kapsel der Spermatophore produzierten Bausubstanzen werden in jene, bereits oben beschriebene "Gussform" entleert, wo eine noch nicht ausgehärtete Protoform der Ampulla entsteht, welche in weiterer Folge in die Genital-

kammer verfrachtet wird. Die Spermatophore wird durch die lateralen Lappen oder Flügel des Phallus eingeschlossen und erfährt dort ihre Ausdifferenzierung mit Einbringung der Spermatozoen aus dem apikalen Spermiensack (Abb. 1d) in die Ampulla und Anheftung von Schlauch und Ankerapparat an die Spermatophorenkapsel. Die entsprechenden Drüsenzellen und Formen für diese Bestandteile der Spermatophore befinden sich im so genannten Dorsalsack des Phallus (Abb. 2, 3a, d), welcher dorsal und ventral von kutikulären Strukturen abgegrenzt wird. Unterhalb des Phallus befindet sich ein von zahlreichen Drüsengängen durchzogenes sackförmiges Gebilde (medianer Sack, Abb. 2a-d, 3a), dessen vornehmliche Aufgabe in der Bereitstellung von Bau- und Konservierungssubstanzen für die Spermatophore besteht.

Spermatophoren-übertragende Strukturen

Der für die Übertragung der Spermatophore an das Weibchen zuständige Phallus zeichnet sich als eine hochspezialisierte, auf die Spermatophorenform und die Einführung des Spermatophorenschlauches in die weibliche Spermatheca perfekt angepasste Struktur aus. Anatomisch setzt sich dieses männliche Geschlechtsorgan aus dem dorsalen Abschnitt (dorsaler Sack), an welchen kaudal der Epiphallus anschließt, und den beiden Ventrallappen zusammen (Abb. 1-3). Größe und Form der Ventrallappen unterliegen je nach Expansionszustand (Füllung mit Hämolymphe) und An- oder Abwesenheit einer Spermatophore deutlichen Schwankungen. Der Epiphallus oder Aedeagus lässt sich in einen medianen, mit hakenförmigem Endlobus versehenen Abschnitt (Abb. 1b) sowie zwei laterale Bestandteile gliedern, deren primäre Funktion in der Fixierung der männlichen Geschlechtsorgane am weiblichen Abdomen besteht. Unterhalb des Epiphallus liegt die kaudale Öffnung der Dorsalhöhle (Abb. 2), welche sich nach kranial als großer, dünnwandiger Sack (Dorsalsack) erweitert. Die unmittelbar der Mündung des Ductus ejaculatorius vorgelagerte Höhle des Endophallus wird lateral durch die proximalen Abschnitte der Ventrallappen abgegrenzt, wodurch die Spermatophore bis zu ihrem Transfer in einem geschlossenen System verbleibt. Die Muskulatur des Phallus setzt sich aus intrinsischen Fasern des Dorsalsackes und der Ventrallappen sowie einigen Paaren von extrinsischen Muskeln im 9. Abdominalsegment zusammen, die gemeinsam mit dem Hämolymphdruck für die Ausstülpung des Geschlechtsorganes verantwortlich sind. Die Innervation des Reproduktionsorganes erfolgt durch vom 10. Abdominalganglion entspringende Nervenfasern. Die Basis des Dorsalsackes setzt sich aus einer verdickten, sklerotisierten Medianplatte zusammen, welche in ihrem Zentrum eine rinnenförmige Eintiefung besitzt und sich bogenförmig entlang der Außenwand des Sackes erstreckt. Die Struktur endet in einem freien, spitz zulaufenden und rutenähnlichen Gebilde im Bereich des Epiphallus (Abb. 1 b, 2 e). Wie bereits ausgeführt wurde, dient diese Struktur mit ihrer Eintiefung als Gussform für den Spermatophorenschlauch.

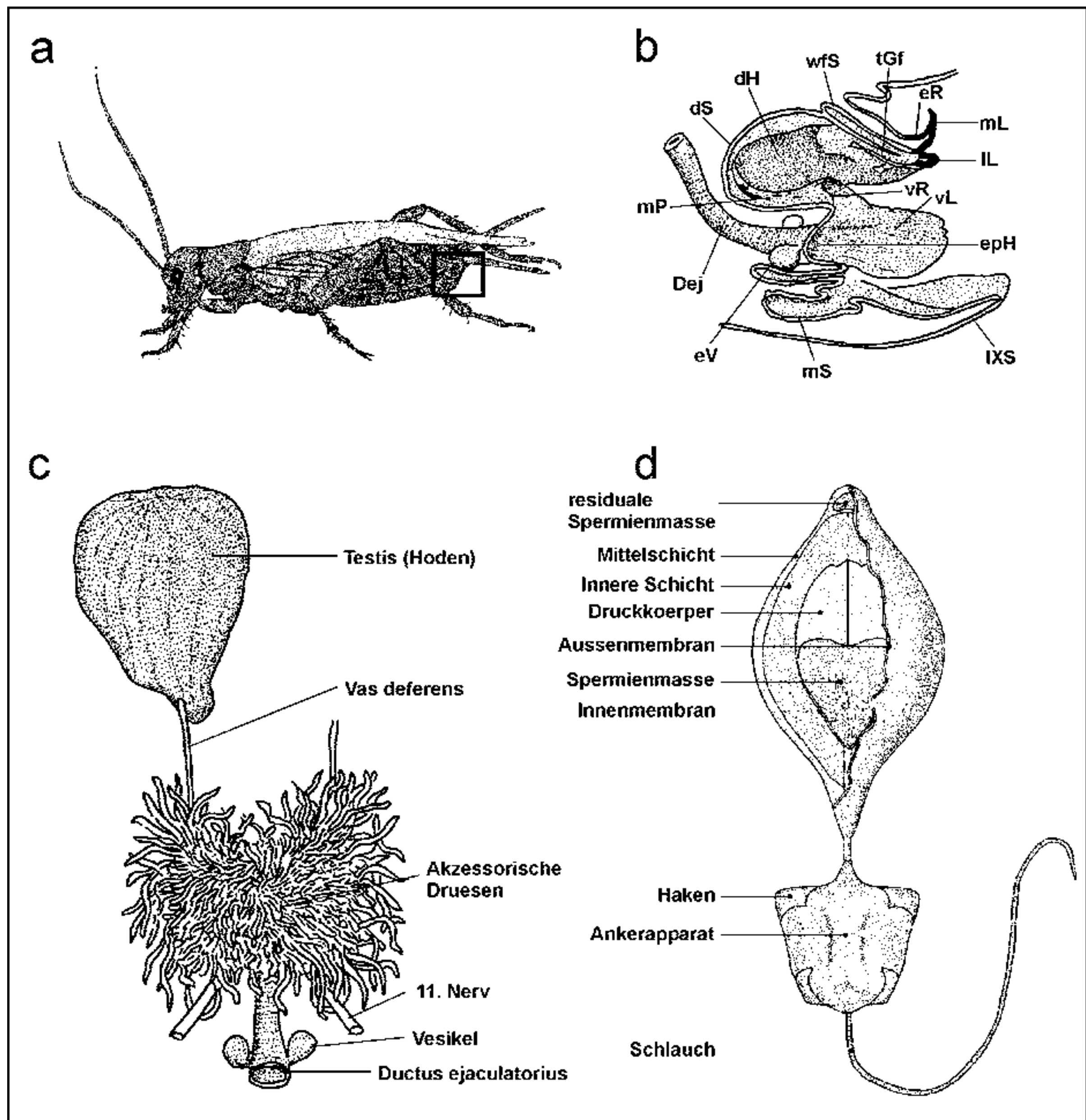


Abb. 1: **a)** Männchen von *Teleogryllus commodus*, **b)** Morphologische Organisation des die Reproduktionsstrukturen enthaltenden abdominalen Abschnittes (nach SNODGRASS 1937), Abkürzungen: IXS: 9. abdominales Segment, Dej: Ductus ejaculatorius, dH: dorsale Höhle, dS: dorsaler Sack, epH: endophallische Höhle, eR: epiphallische Region, lL: lateraler Lobus, mL: medianer Lobus, mP: mediane Platte des Dorsalsacks, mS: medianer Sack, tGf: terminale Gussform, vL: ventraler Lobus, vR: ventraler Rand des dorsalen Sacks, wfS: w-förmiger Sklerit, **c)** Anordnung und duktale Verbindung wesentlicher reproduktiver Organe im Hinterleib der Grille (nach SNODGRASS 1937), **d)** Aufbau der männlichen Spermatophore.

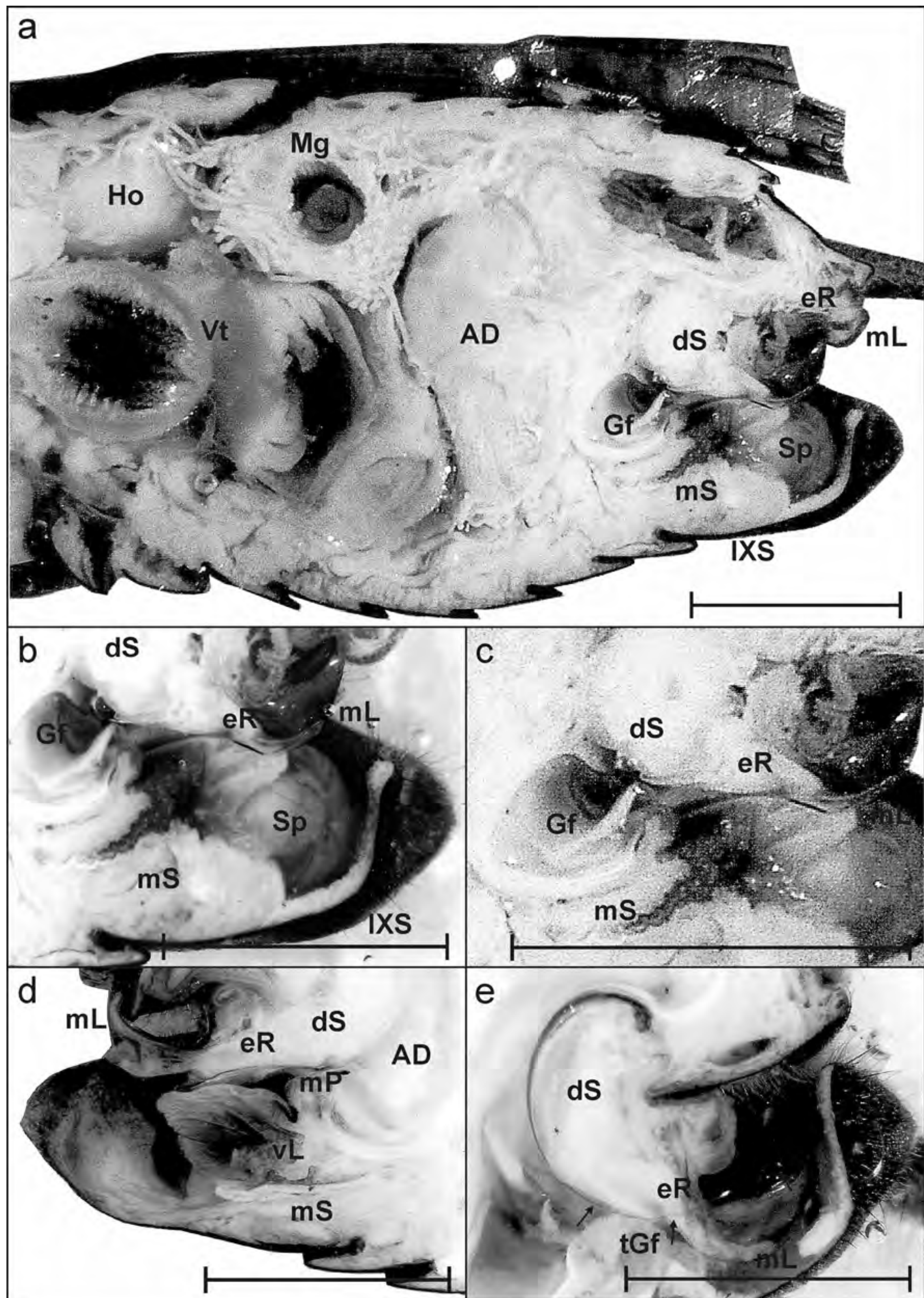


Abb. 2: Auflichtmikroskopische Photographien des Hinterleibs der männlichen australischen Feldgrille (**a**) und des auf die letzten Abdominalsegmente beschränkten Reproduktionstraktes (**b**-**e**). Abkürzungen: siehe Abb. 1, zudem: AD: Akzessorische Drüsen, Gf: Gussform, Ho: Hoden, Mg: Malpighigefäße, Sp: Spermatophore, Vt: Verdauungstrakt. Die Pfeile in Abbildung e markieren den Verlauf der Gussform für den Spermatophorenschlauch. Die Balkenlänge entspricht jeweils 1 mm.

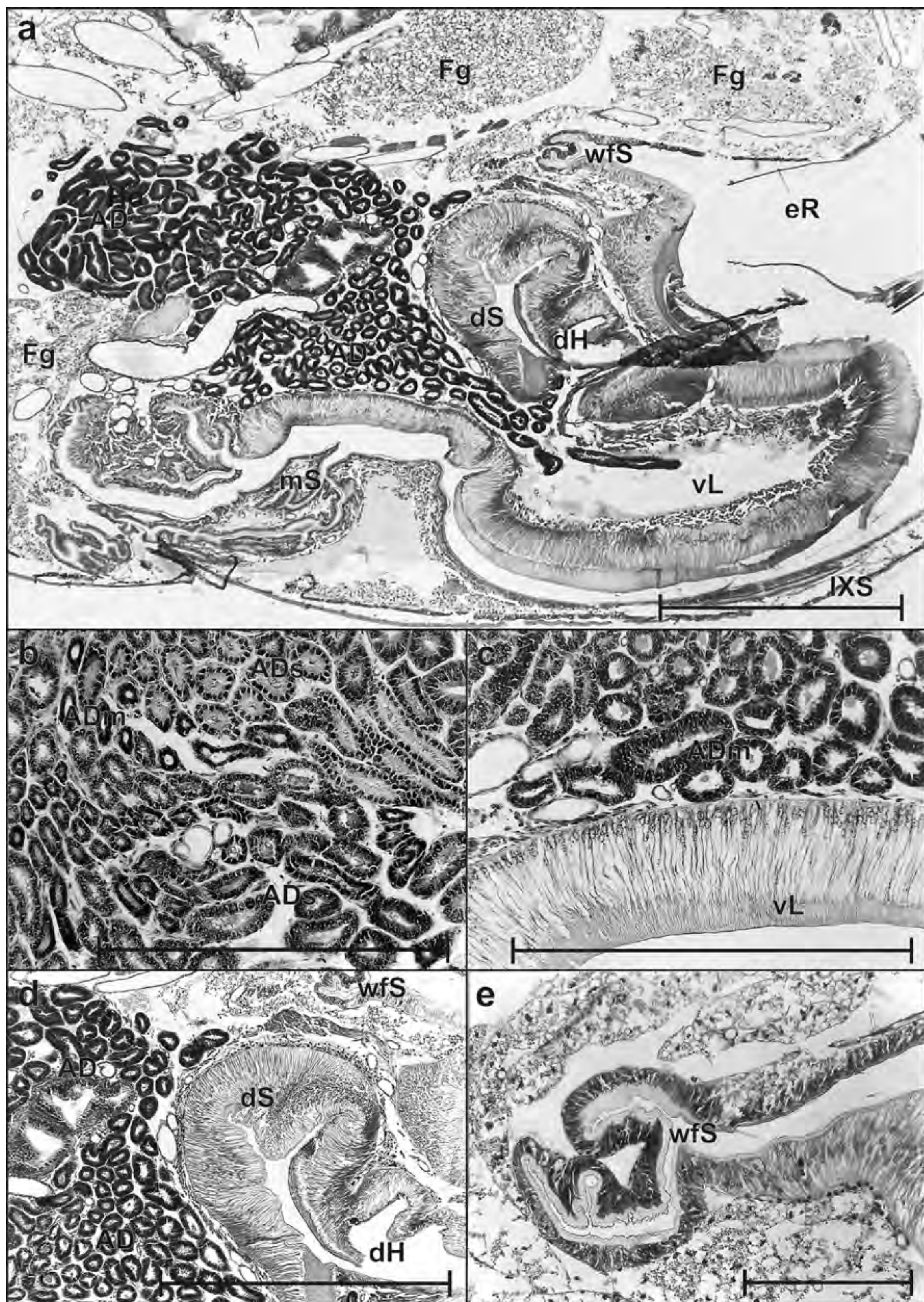


Abb. 3: Durchlichtmikroskopie des Reproduktionstraktes der männlichen australischen Feldgrille. Abkürzungen: siehe Abb. 1 und 2; zudem: Adm: muköse akzessorische Drüse, Ads: seröse akzessorische Drüse. Im Gegensatz zu Abb. 2 stellt die hier mit Gf bezeichnete Gussform nicht jene der Ampulla, sondern jene des Ankerapparates dar. Die Balkenlänge in Abb. a und d entspricht jeweils 1 mm, die in den übrigen Abbildungen jeweils 0,5 mm.

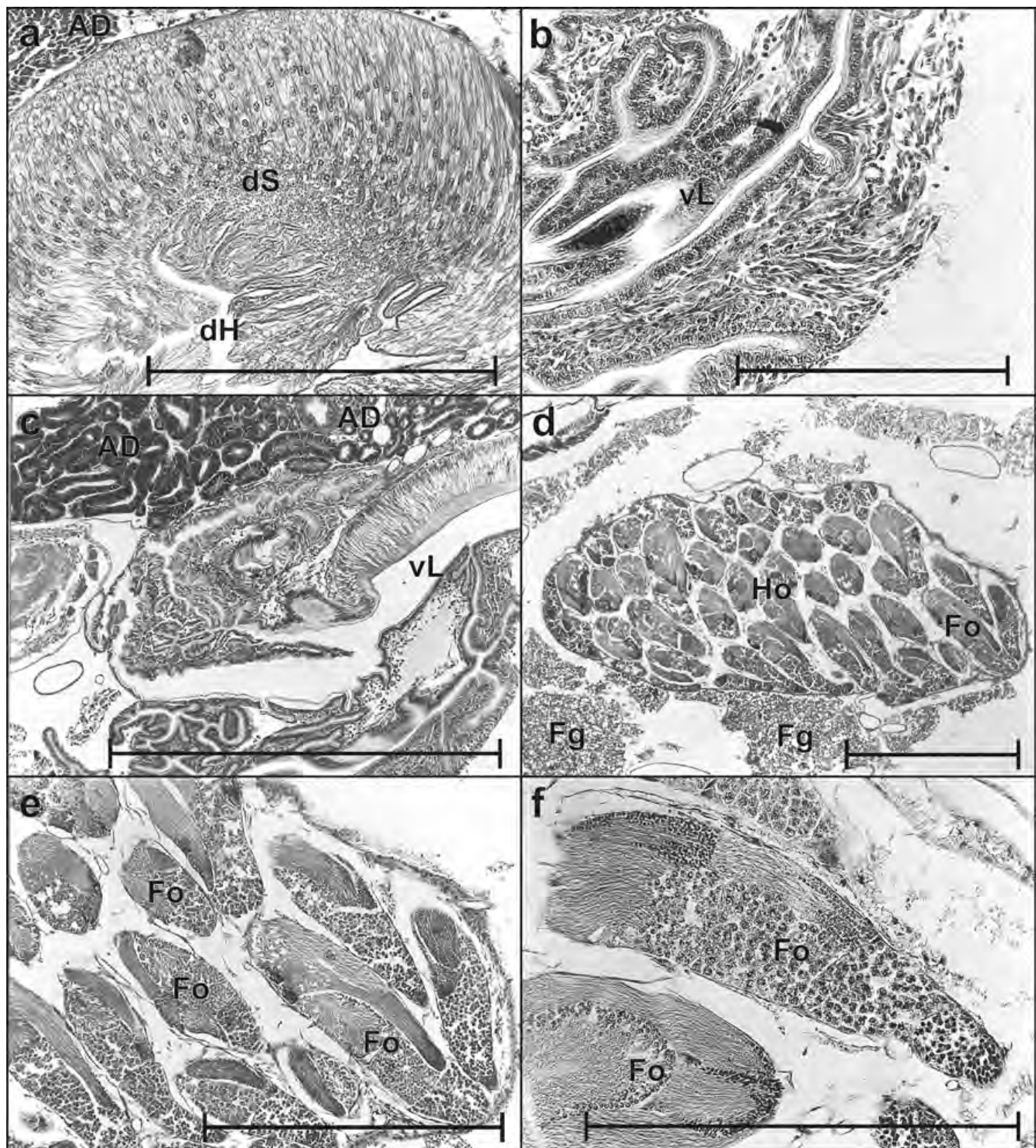


Abb. 4: Detailaufnahmen essentieller Fortpflanzungsstrukturen: **a)** Phallus mit seinem hochzylindrischen Epithel, **b)** ventraler Sack mit seinem verzweigten System aus Drüsengängen, **c)** akzessorische Drüsen und damit assoziiertes Leitungssystem, **d)** Hoden mit den einzelnen Follikeln (Fo), **e)** Detaildarstellung einzelner Hodenfollikel, **f)** Hodenfollikel mit einzelnen darin enthaltenen Stadien der Spermatogenese. Die Balkenlänge entspricht jeweils 0,5 mm.

Diskussion

Wie mit Hilfe dieser Studie gezeigt werden konnte, besitzt der männliche Reproduktionsapparat von *Teleogryllus commodus* die für die Familie der Gryllidae charakteristischen Merkmale, wonach sich Spermien- und Spermatophoren-produzierende Organe, Genitalwege und Spermatophoren-übertragende Strukturen differenzieren lassen. Am Beispiel der Steppengrille *Gryllus assimilis* Fabricius 1775 wurde bereits in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts demonstriert, dass bei Grillen sowohl die akzessorischen Drüsen als auch der Phallus mit seiner dorsoventralen Gliederung einen großen Raum einnehmen (SPANN 1934, SNODGRASS 1937). Die Anhangsdrüsen sind aus histologischer Sicht typischerweise nicht durch eine einheitliche Morphologie gekennzeichnet, sondern stellen vielmehr eine Agglomeration morphologisch unterschiedlicher Tubuli dar, welche eine Vielzahl von Bausubstanzen für die Spermatophore produzieren. Im Vergleich zum Mehlkäfer *Tenebrio molitor* Linnaeus 1758, dessen akzessorische Drüsen sich in zehn anatomisch unterschiedliche Bezirke mit entsprechender Spezifität bezüglich der Sekretbildung untergliedern lassen (HAPP & HAPP 1982), zeigen die Anhangsdrüsen der Grillen einen eher bescheidenen Habitus. Die oben geschilderte Grundorganisation des männlichen Reproduktionssystems lässt sich über die Familie der Gryllidae hinaus auch bei anderen Orthopterengruppen beobachten, wobei je nach Strategie der Keimzellübertragung eine teils extreme Adaptation des Phallusapparates erfolgte (SNODGRASS 1937).

Der Phallus mit seiner oben dargestellten Multifunktionalität repräsentiert bei den Grillen ob seiner komplexen Anatomie eine in hohem Maße interessante Struktur. Bereits in früheren Studien zur Spermatophore von *Teleogryllus commodus* (STURM 2003, 2004) konnte festgehalten werden, dass dem ventralen Phallusteil bei der Fertigstellung und Ausdifferenzierung der Ampulla eine wesentliche Aufgabe zuteil wird, während im dorsalen Phallusbezirk die Herstellung von Spermatophorenankerplatte und -schlauch erfolgt, demnach also vermehrte sekretorische Aktivität besteht. Die Komplettierung der Spermatophore in der männlichen Genitalkammer konnte in einer vergleichbaren Studie auch bei der Mittelmeerfeldgrille *Gryllus bimaculatus* beobachtet werden (HALL et al. 2000), wobei hier mehrere, zeitliche ineinandergreifende Differenzierungsschritte unterschieden werden können. Der Epiphallus oder Aedeagus mit seinen großteils sklerotisierten Strukturen dient dazu, den männlichen Hinterkörper während der Kopulation am weiblichen Abdomen zu fixieren, was im Falle der australischen Feldgrille mit einem speziellen hakenförmigen Fortsatz geschieht. Diese Strategie des Festheftens, welche zur ungestörten Übertragung männlicher Keimzellen in die weibliche Spermatheka unumgänglich erscheint, zeigt innerhalb der Klasse der Insekten eine weite Verbreitung, besitzen doch unter anderem Dipteren, Schaben oder auch Libellen ähnliche Ankerstrukturen wie Grillen (CHAPMAN 1998). Die Spermatophoren selbst verbleiben nach der Paarung bei den Weibchen und werden nach ihrer vollständigen Entleerung abgeworfen. Da die Spermatophoren nährstoffreich sind, werden sie von den Weibchen nach Erfüllung ihrer Funktion oft verspeist (STURM 2003).

Verfasser:
Dr. Robert Sturm
Brunnleitenweg 41
A-5061 Elsbethen
Österreich
E-Mail: Robert.Sturm@sbg.ac.at

Literatur

ADAM, H. & CZIHAK, G. (1964): Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie. (Gustav Fischer Verlag), Stuttgart; 412 S.

CHAPMAN, R.F. (1998): The Insects. Structure and Function (4th edn.). (Cambridge University Press), Cambridge; 819 S.

HALL, M.D., BECK, R., & GREENWOD, M. (2000): Detailed developmental morphology of the spermatophore of the Mediterranean field cricket, *Gryllus bimaculatus* (De Geer) (Orthoptera: Gryllidae). - Arthropod Structure and Development 29: 23-32.

HAPP, G.M., HAPP, C.M. (1982): Cytodifferentiation in the accessory glands of *Tenebrio molitor*. X. Ultrastructure of the tubular gland in the male pupa. - Journal of Morphology 172: 97-112.

KHALIFA, A. (1949): The Mechanism of insemination and the mode of action of the spermatophore in *Gryllus domesticus*. - Quarternal Journal of Microscopic Science 90/3: 281-292.

KAULENAS, M.S. (1992): Insect Accessory Reproductive Structures. Function, Structure, and Development. (Springer-Verlag), Berlin; 224 S.

POHLHAMMER, K. (1978): Die Besamung der Eier bei der australischen Grille *Teleogryllus commodus* Walker (Insecta, Orthoptera). - Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere 99: 157-173.

REGEN, J. (1924): Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Spermatophore von *Liogryllus campestris* L. - Sitzungsbericht Akademie Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung 1 133: 347-359.

SNODGRASS, R.E. (1937): The male genitalia of orthopteroid insects. - Smithsonian Miscellaneous Collections 96: 1-107.

SPANN, L. (1934): Studies on the reproductive system of *Gryllus assimilis* Fabr. - Transactions of the Kansas Academy of Science, 66th annual meeting, 299-339.

STURM, R. (1999): Einfluß der Temperatur auf die Eibildung und Entwicklung von Acheta domesticus (L.) (Insecta: Orhtoptera: Gryllidae). - Linzer biologische Beiträge 31: 731-737.

STURM R. & POHLHAMMER, K. (2000): Morphology and development of the female accessory sex glands in the cricket *Teleogryllus commodus* (Saltatoria: Ensifera: Gryllidae). - Invertebrate Reproduction & Development 38: 13-21.

STURM R. (2002): Development of the accessory glands in the genital tract of female *Teleogryllus commodus* Walker (Insecta, Orthoptera). - Arthropod Structure and Development 31: 231-241.

STURM, R. (2003): The spermatophore of the Black Field Cricket *Teleogryllus commodus* (Insecta: Orthoptera: Gryllidae): Size, structure, and formation. - Entomologische Abhandlungen 61: 227-232.

SUGAWARA, T. (1993): Oviposition behaviour in the cricket *Teleogryllus commodus*: mechanosensory cells in the genital chamber and their role in the switch-over of steps. - Journal of Insect Physiology 39: 335-346.

UVAROV, B.P. (1966): Grasshoppers and locusts. Volume I. (Cambridge University Press), Cambridge; 567 S.

WEBER, H. & WEIDNER, H. (1974): Grundriß der Insektenkunde. (Fischer-Verlag), Stuttgart; 640 S.

WIGGLESWORTH, V.B. (1972): The principles of insect physiology. (Chapman & Hall), London, New York; 827 S.